

**Untersuchungen über die Wirkung der Denervation
auf das Muskelwachstum bei
Gryllus bimaculatus de Geer**

Gekürzte Fassung der

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Basel

von

GEORG HEINRICH THOMMEN

aus Basel

1973

Basel

aku-Fotodruck

**Untersuchungen über die Wirkung der Denervation
auf das Muskelwachstum bei
Gryllus bimaculatus de Geer**

Gekürzte Fassung der

INAUGURAL-DISSERTATION

zur

Erlangung der Würde eines Doktors der Philosophie

vorgelegt der

Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät

der Universität Basel

von

GEORG HEINRICH THOMMEN

aus Basel

1973

Basel

aku-Fotodruck

Genehmigt von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät auf
Antrag der Herren Professoren Dr. H. Nüesch und Dr. W. Stingelin.

Prof. Dr. M. Eichler

Dekan

Herrn Georg Heinrich Thommen wurde von der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel am 19. Juni 1973 erlaubt, diese gekürzte Fassung seiner am 19. Juni 1973 genehmigten Inauguraldissertation drucken zu lassen. Die vollinhaltliche Arbeit mit dem Titel "Untersuchungen über die Wirkung der Denervation auf das Muskelwachstum bei *Gryllus bimaculatus* de Geer" kann eingesehen oder entliehen werden:

1. im Zoologischen Institut der Universität Basel;
2. in der Universitätsbibliothek Basel;
3. in der Schweizerischen Landesbibliothek in Bern.

Die vorliegende Fassung wird voraussichtlich 1974 auch in der Revue Suisse de Zoologie erscheinen.



UNTERSUCHUNGEN UEBER DIE WIRKUNG DER DENERVATION AUF
DAS MUSKELWACHSTUM BEI GRYLLUS BIMACULATUS DE GEER

Heinrich Thommen

Zoologisches Institut der Universität Basel



Digitized by the Internet Archive
in 2026

https://archive.org/details/IA41533911_0013

INHALT

A. EINLEITUNG	Seite 3
B. MATERIAL UND METHODE	3
1. Versuchstiere	3
2. Operationstechnik	4
3. Auswertung	5
C. UEBERSICHT UEBER DIE BEARBEITETE MUSKULATUR	6
1. Morphologie des Nerven-Muskel-Systems	6
2. Anatomische Lage, Funktion und Innervation der Muskeln	7
a) Metathorax	7
b) Mesothorax	7
3. Charakterisierung der Muskeln	7
a) Entwicklungsablauf bei den verschiedenen Muskeln	9
b) Histologische Angaben	11
c) Kernzahl-Faservolumen-Relation	11
D. ERGEBNISSE DER DENERVATION IM JUVENILSTADIUM	12
1. Wachstumsleistung der denervierten Muskeln	17
2. Reaktionsweise der verschiedenen Muskeln und ihrer quantitativen Merkmale	17
3. Histologische Struktur der denervierten Muskeln	18
4. Einfluss der Denervation ausserhalb des Innervationsgebietes	20
5. Physiologische Ergebnisse	22
6. Einfluss der Operation auf die postoperative Entwicklungsdauer	22
E. DISKUSSION	23
1) Vergleich mit <i>Periplaneta americana</i> L.	23
2) Einfluss der Denervation auf das Muskelwachstum	24
3) Weitere Hinweise auf die stoffwechselkontrollierende Nervenwirkung	26
F. ZUSAMMENFASSUNG	27
G. LITERATUR	27

A. EINLEITUNG

Das Nervensystem übt nicht nur eine koordinierende Funktion im Sinne kurzfristiger Stimulationen aus, es beteiligt sich auch massgeblich an der Entwicklung und am Fortbestand einiger innervierter Organe (Nüesch, 1957, 1968; Guth, 1968; Gutmann, 1969).

Erste Hinweise in dieser Richtung bei den Insekten verdanken wir Kopeč (1923), Williams und Schneiderman (1952) sowie Nüesch (1952), die beobachteten, dass imaginalen Schmetterlingen, denen im Puppenstadium die thorakalen Ganglien entfernt worden waren, die willkürliche Thoraxmuskulatur fehlte.

Nach einer neueren Untersuchung an *Periplaneta americana* L. zu schliessen (Teutsch, 1970), sind auch die juvenilen, jedoch voll funktionsfähigen Muskeln hemimetaboler Insekten in ihrem Wachstum auf eine intakte Nervenversorgung angewiesen. Ueberraschend war lediglich die Feststellung von Teutsch, dass bei *Periplaneta* nach Ausschalten eines bestimmten Nerven auch Muskeln ausserhalb des betroffenen Innervationsgebietes beeinflusst worden waren. Es schien daher angezeigt, diese bei der Schabe gefundene Erscheinung an einem anderen Vertreter der Hemimetabolen nachzuprüfen.

Ein wesentlicher Teil der vorliegenden Arbeit bestand indessen darin, anhand einiger vorwiegend quantitativer Kriterien festzustellen, wie sich die Denervation während der Juvenilentwicklung hemimetaboler Insekten auf funktionell verschiedenartige Muskeln auswirken würde.

Die vorliegende Arbeit entstand im Zoologischen Institut der Universität Basel. Meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. Nüesch, danke ich an dieser Stelle herzlich für die Anregung zu dieser Arbeit, für die stete Hilfsbereitschaft und das rege Interesse, das er meinen Experimenten entgegenbrachte.

B. MATERIAL UND METHODE

1. Versuchstiere

Die vorliegenden Untersuchungen wurden an *Gryllus bimaculatus* de Geer durchgeführt.

Das Zuchtverfahren entspricht demjenigen für die bekanntere, vielerorts zu Versuchs- und Futterzwecken verwendete Grillenart *Acheta domesticus* (L.). Wichtig sind eine eiweissreiche Nahrung, eine Behausung in Form eines Höhlensystems mit grosser innerer Oberfläche, eine geeignete Eiablagevorrichtung (Schale mit feuchtem Sand) und eine genügend hohe Temperatur (26–32°C).

Die Aufzucht aller Versuchs- und Kontrolltiere erfolgte vom 5. Juvenilstadium an einzeln im Thermostat bei $29^{\circ}\text{C} \pm 0,5^{\circ}\text{C}$, ca. 60% Luftfeuchtigkeit und einer Belichtungsdauer von 12 Stunden pro Tag. Als Standardfutter bewährte sich Hennenlegemehl mit ca. 8% Trockenhefezusatz.

Einzeln aufgezogene Grillen waren regelmässig grösser und dunkler pigmentiert als die kollektiv gehaltenen Tiere (vgl. Fuzeau-Braesch, 1960; Girardie, 1967;

Wharton u. Mitarb. , 1968).

Für alle Untersuchungen wurden nur männliche Grillen verwendet. Die Unterscheidung der Geschlechter ist vom 4. Juvenilstadium an möglich, wo beim Weibchen die Anlage des Legeapparates auftritt. Das Alter der Tiere konnte bis zum 5. Stadium anhand der Kopfkapselbreite und der Pronotumlänge eindeutig festgestellt werden, und die beiden letzten Juvenilstadien waren an den nach dorsal umgelegten Flügelscheiden sofort erkennbar. Die grosse Mehrheit einzeln aufgezogener Grillen häutete sich 9mal und erreichte bei einer Temperatur von 29°C nach 48 bis 51 Tagen das Adultstadium. Häufig kamen aber 8, selten auch 10 Häutungen vor, die die angegebene Entwicklungszeit entsprechend um wenige Tage verkürzten bzw. verlängerten. Tiere, deren Häutungszahl von 9 abwich, waren für die Versuche unbrauchbar und wurden ausgeschieden.

2. Operationstechnik

Die Versuchstiere wurden unter CO₂-Narkose und ohne spezielle hygienische Vorsichtsmassnahmen entweder im 5. oder im 8. d.h. zweitletzten Juvenilstadium operiert. Der Eingriff erfolgte bei den jüngeren Stadien innerhalb von 3 bis 8 Stunden, bei den älteren innerhalb von 4 bis 15 Stunden nach der Häutung, zu einem Zeitpunkt also, wo die Chitinhülle schon erhärtet, der Hämolymphdruck aber noch niedrig war. Eine spätere Wundsetzung ist mit dem Risiko eines höheren Blutverlustes und nachfolgender Schwierigkeiten bei der ersten postoperativen Häutung verbunden.

In mehreren Versuchsserien wurde den Tieren von der ventralen linken Seite her, unweit des Metathorakalganglions, sorgfältig ein Stück des Nerves 4 (Nomenklatur nach Campbell, 1961), das wegen der zu erwartenden Nervenregeneration möglichst lang sein musste, mit einer feinen scherenden Uhrmacherpinzette herausgeschnitten. Da bei einer längeren postoperativen Entwicklung mit einer Reinnervation denervierter Muskeln zu rechnen war (vgl. Bodenstein, 1957; Jacklet und Cohen, 1967), wurden alle im 5. Stadium operierten Grillen im 8. Stadium nachoperiert, um präventiv das Regenerationsgeschehen möglichst lange aufzuhalten. Zudem gelang im 8. Juvenilstadium für eine weitere Versuchsserie die Unterbrechung des Nerves 6. Die entstandene Operationsöffnung schloss sich bei *Gryllus* durch ein Blutgerinsel von selbst.

Zum Nachweis allfälliger Operationsschäden genereller Art, die beim Muskel eine Denervation vortäuschen könnten, dienten sog. Scheinoperationen. Einige Grillen wurden zu diesem Zweck mit Ausnahme des Nervenschnittes allen Manipulationen unterzogen, welche die Denervation im 5. und 8. Stadium umfasste. Da die Scheinoperationen keine Abweichungen von den normalen quantitativen Verhältnissen ergaben, wird im folgenden auf diese Kontrolle nicht mehr eingegangen.

Schon ungefähr eine Stunde nach dem Aufwachen aus der Narkose verhielten sich die Tiere normal. Die Beweglichkeit des linken metathorakalen Beines schien, wenigstens von blossem Auge, nicht beeinträchtigt.

Die Sterblichkeit der operierten Tiere war trotz teilweise schwieriger Eingriffe verhältnismässig gering. Von insgesamt 168 Versuchstieren, also ein-

schliesslich solchen, die nicht nach der beschriebenen Methode behandelt worden waren und daher in der vorliegenden Arbeit auch nicht weiter erläutert werden, starben zwei Tiere kurz nach der Operation und fünf Tiere kurz vor bzw. nach der Adulthäutung. Im zweiten Fall dürfte es sich zwar kaum um eine späte Nachwirkung der Operation gehandelt haben.

3. Auswertung

Nach den angegebenen Methoden wurden 70 Tiere operiert. Davon konnten 39 aus verschiedenen Gründen, wie z.B. Reinnervationsverdacht und von der festgelegten Norm abweichende Stadienzahl, nicht ausgewertet werden. Somit verbleiben noch 31 Tiere für die histologische Beurteilung. Die meisten Tiere wurden 6 Tage nach der Adulthäutung, einige dagegen schon anfangs des 8. Juvenilstadiums ausgewertet (binnen 5 bis 15 Stunden nach der Häutung). Für den Auswertungstermin der Adulttiere ursprünglich massgebend war der Entwicklungszustand des grossen dorsalen Längsmuskels. Dieser erreicht normalerweise spätestens 5 Tage nach der Adulthäutung seine volle Grösse und kann daher stellvertretend zur Beurteilung des allgemeinen Entwicklungs- bzw. Gesundheitszustandes der Grille herangezogen werden. Von der Norm abweichende Tiere wurden nicht mehr weiter untersucht (siehe oben).

Bei einigen Tieren wurde an einem leicht zugänglichen Muskel durch Stimulation mit monophasischen Rechteckimpulsen von 1 msec Dauer oder mit Gleichstrom (Grass S4 Stimulator) die Kontraktionsfähigkeit geprüft. - Bei dieser Gelegenheit liess sich auch die frische Muskelfarbe beurteilen.

Der Verlauf des gebildeten Nervenregenerates konnte supravital mit Hilfe der Leukomethylenblau-Färbemethode nach Pantin (1948) und am fixierten Objekt bei der Sektion verfolgt werden. Auf Grund dieser Kontrollen wurden auch alle jene Tiere von den weiteren Untersuchungen ausgeschlossen, bei denen Indizien einer Reinnervation vorlagen. Als solche galten: unübersichtliche, grosse Nervenregenerate, eine zu geringe Entfernung zwischen den denervierten Muskeln und den entstandenen nervenregeneratartigen Strukturen sowie ein zu geringer Grössenunterschied zwischen den denervierten und den entsprechenden normalen Muskeln.

Da die Muskulatur mit Vorteil in entspanntem Zustand fixiert werden sollte, wurden die Tiere mit CO₂ betäubt und im Äthylenacetat-Dampf getötet. Zur Fixierung verwendete ich ausschliesslich das alkoholische Bouin-Gemisch nach Dubosq-Brasil, zur Aufbewahrung 80%igen Alkohol. Anschliessend wurden die Muskeln herausgetrennt, gemessen und nach der gebräuchlichen Methode über Paraffin zu histologischen Präparaten aufgearbeitet. Alle Querschnitte wurden mit Hämatoxylin Delafield ohne Gegenfärbung, einige Längsschnitte mit Hämatoxylin Heidenhain gefärbt. Für die Totalpräparate eignete sich Hämatoxylin n. Weigert.

Zur quantitativen Beurteilung eines Muskels hinsichtlich der Dicke und der Faserzahl genügten Querschnitte aus einer schmalen Zone der Muskelmitte. Voruntersuchungen an Muskelfaser-Totalpräparaten hatten ergeben, dass eine solche Zone für die Beschaffenheit und den Entwicklungszustand eines Muskels hinlänglich repräsentativ ist. - Die Gesamtquerschnittsfläche eines Muskels bestimmte

ich nach dem Verfahren der optischen Flächenintegration, auch Punktzähl- oder Treffermethode genannt (siehe z.B. Hennig, 1967; Sitte, 1967). Sie erlaubt gegenüber dem Planimetrierverfahren eine rasche Messung auch stark zerteilter Flächenstrukturen, wie sie das Querschnittsbild des vielfaserigen Muskels darbietet. Das Rasterbild wurde von einer 10x10 cm grossen Rasterplatte mit quadratisch angeordneten Punkten über den Zeichentubus in das mikroskopische Bildfeld eingespiegelt.

Auch die auf den Muskelquerschnitt bezogene Anzahl Kerne und der auf einen Kern entfallende Volumenanteil (Kernzahl-Faservolumen-Relation) wurde an Querschnitten der mittleren Muskelzone bestimmt. Der Nachteil, dass hierbei nicht ganze Kerne, sondern Kernanschnitte gezählt werden, liess sich nach der Korrekturformel von Abercrombie (1946) auf einfache Weise beheben (siehe Seite 12). - Die Ermittlung der Kernzahl am Muskelquerschnitt setzte natürlich voraus, dass alle Kerne in zufälliger Verteilung im Muskel und parallel zur Faserachse vorhanden waren. Die Befunde an Totalpräparaten und Längsschnitten schienen diese Voraussetzung zu erfüllen.

Für die Angabe der durchschnittlichen Kernlänge waren anhand von Längsschnitten jeweils über 100 Kerne bei den verschiedenen normalen und denervierten Muskeln unterschiedlichen Alters gemessen worden.

Zur Bestimmung der Sarkomerenlänge dienten Totalpräparate, die den Muskeln ausserhalb der für die Querschnitte reservierten mittleren Zone bei der Sektion entnommen worden waren.

C. UEBERSICHT UEBER DIE BEARBEITETE MUSKULATUR

1. Morphologie des Nerven-Muskel-Systemes

In Abbildung 1 sind ein grosser Teil der Muskulatur des Meso- und Metathorax sowie in die vorliegenden Untersuchungen einbezogene Abschnitte des Nervensystemes dargestellt. Dabei beschränkte ich mich auf die Adultverhältnisse; davon ausgehend ist auch die Orientierung beim Jungtier ohne weiteres möglich. Bei der Zuordnung der Nerven folge ich Campbell (1961), bei der Bezeichnung der Muskeln v. Kéler (1963), welcher, weithin aufbauend auf das grundlegende Muskelsystem von Voss (1904/05), eine allgemeingültige Insektennomenklatur vorschlägt.

Die Auswahl der Muskeln für die Denervationsversuche richtete sich nach verschiedenen Eignungskriterien, wie unterschiedliche Funktion und gute Zugänglichkeit der zuführenden Nerven von der Operationsöffnung her; die Muskeln durften ferner keine Innensehnen aufweisen und sollten bei der Sektion ohne Faserverlust herauspräpariert werden können. Vier Muskeln des Metathorax, von denen drei durch denselben Nervenhauptast innerviert werden, und zwei weitere in die Untersuchung einbezogene homonome Muskeln des Mesothorax erfüllten diese Bedingungen restlos.

2. Anatomische Lage, Funktion und Innervierung der Muskeln

a) Metathorax

Der ansehnliche Muskel 153 (Abb. 1 B) entspringt dem seitlich-meralen Rand der Coxa und setzt am vorderen, grossen Subalare₁ an. Entsprechend seinen Ansatzpunkten wirkt der adulte Muskel als direkter Hinterflügelheber und daneben - juvenil ausschliesslich - als Remotor der Coxa. Er wird durch einen Seitenast des Nerves 4 D innerviert.

Der Muskel 140 a (Abb. 1 A), adult und juvenil der grösste der untersuchten Muskeln, entspringt dorsal dem hinteren Teil des Scutums und setzt ventral an einer breiten Sehnenplatte des hinteren Coxarandes an. Er dient als Remotor coxae und adult zusätzlich als indirekter Hinterflügelheber. Zuführender Nerv ist wieder ein Seitenast von 4 D.

Der Muskel 140 b (Abb. 1 B) steht in engem Kontakt mit dem vorigen Muskel und hat mit diesem ventral auch die Sehne gemeinsam, an deren lateralem, langauslaufendem Zipfel er ansetzt. Ursprung des Muskels 140 b ist das seitliche Ende der scutalen Leiste. Seiner Lage und geringen Grösse entsprechend funktioniert er wohl als Hilfsbeinmuskel. Die Innervation erfolgt wiederum durch einen Seitenast des Nerves 4 D.

Der von Voss als Intersegmentalmuskel bezeichnete Muskel 156 (Abb. 1 A) verbindet als schlankes Band die Furca mit einer im 1. Hinterleibssegment gelegenen, chitinierten Stelle der Pleuralhaut unterhalb der präsegmentalen Lamelle. v. Kéler schreibt ihm die Funktion eines Rotator abdominis zu. Er wird durch einen Nebenast des Nerves 6 B innerviert.

b) Mesothorax

Die beiden ausschliesslich zu Kontrollzwecken verwendeten Muskeln des Mesothorax, 122 und 105 a (Abb. 1 A/B), sind den Metathoraxmuskeln 153 und 140 a homonom. Auch die Ansatzstellen stimmen in den beiden Segmenten bis auf den ventralen Ansatzpunkt des Muskels 122, der eine kleine Sehne ausgebildet hat, miteinander überein. Die beiden Muskeln beteiligen sich am Zustandekommen der Zirplante der adulten, männlichen Grillen. Die Innervierung geschieht erwartungsgemäss durch Seitenäste des mesothorakalen Nerves 4 D.

3. Charakterisierung der Muskeln

Die lichtmikroskopisch erkennbaren strukturellen Unterschiede zwischen den verschiedenen Muskeln desselben Stadiums einerseits und zwischen den gleichen Muskeln verschiedener Entwicklungsstadien andererseits betreffen die Faserzahl, die Dicke (Querschnittsfläche) des Muskels bzw. der einzelnen Faser, die Zahl der Kerne pro Muskelquerschnitt, das Verhältnis von Kernzahl zu Faservolumen (Kernzahl-Faservolumen-Relation oder Kerndichte) und die Querstreifung, insbesondere die Länge der Sarkomeren. Die aus drei verschiedenen Entwicklungsstadien erhaltenen Werte bei den besprochenen Muskeln sind, ausser den Sarkomerenlängen, in den Tabellen 2 a - 2 d (S. 13) zusammengestellt.

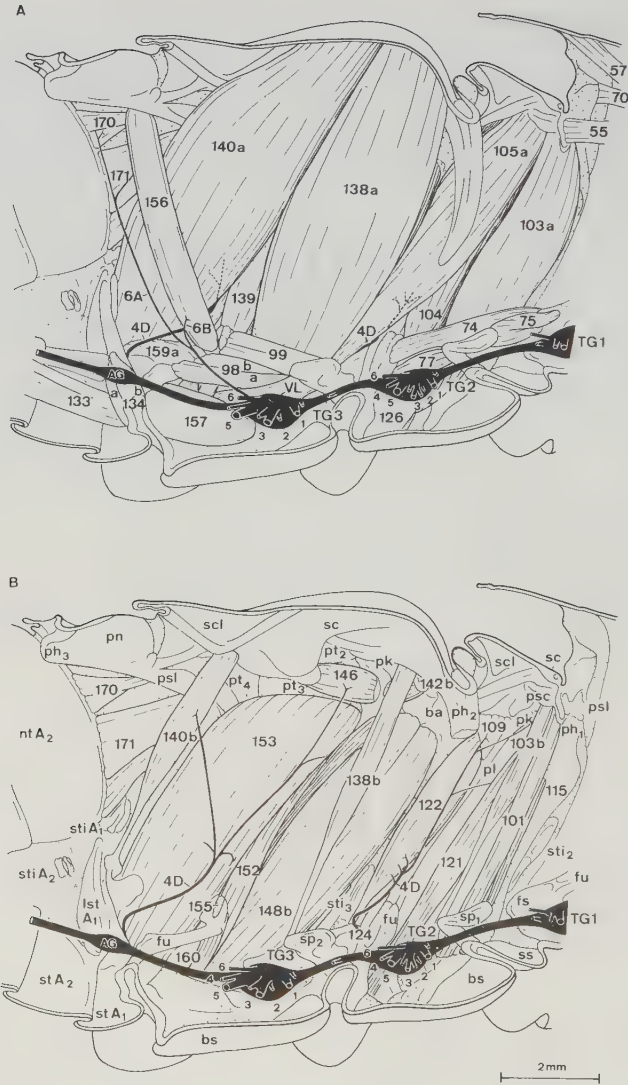


Abb. 1. Linke Hälfte des Meso- und Metathoraxsegmentes von *Gryllus bimaculatus* in der Ansicht von innen:
A innere Muskeln, B äussere Muskeln

Erklärung zu Abbildung 1:

ba	Basalare	sc	Scutum
bs	Basisternum	scl	Scutellum
fu	Furca	sp ₁	Prospina
fs	Furcasternit	sp ₂	Mesospina
lst A ₁	Laterosternit des 1. Abdominalsegmentes	ss	Spinasternit
nt A ₂	Notum des 2. Abdominalsegm.	st A ₁	1. Abdominalsternum
ph ₁	Prophragma	st A ₂	2. Abdominalsternum
ph ₂	Mesophragma	sti ₂	Stigma des Mesothorax
ph ₃	Metaphragma	sti A ₁	1. Abdominalstigma
pk	pleuraler Flügelgelenkkopf	sti A ₂	2. Abdominalstigma
pl	Pleuralleiste	TG1	Prothorakalganglion
pn	Postnotum	TG2	Mesothorakalganglion
psl	Praesegmentallamelle	TG3	Metathorakalganglion
pt	Pterale		(inkl. 1. und 2. Abd.gangl.)
		AG	3. Abdominalganglion

Numerierung der Muskeln nach v.Kéler (1963)

Bezeichnung der Nerven nach Campbell (1961)

a) Entwicklungsablauf bei den verschiedenen Muskeln

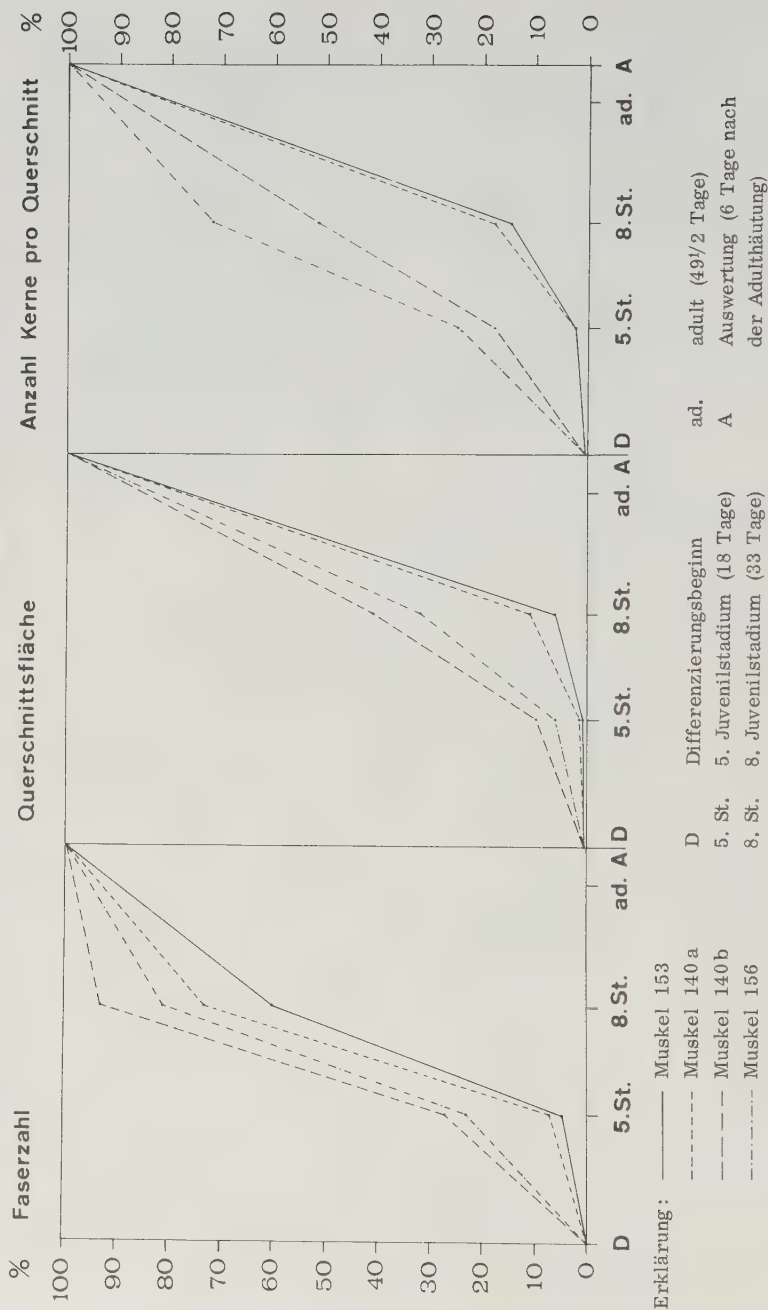
Die oben aufgezählten Merkmale der verschiedenen Muskeln weichen bei den Jungtieren verschieden stark vom Adultzustand ab. Die dadurch entstehenden Unterschiede im Entwicklungsablauf veranschaulichen die Kurven in Abb. 2. Die Adultwerte sind jeweils als 100% gesetzt (Prozentzahlen in Tab. 2 a - 2 d).

Wie aus der graphischen Darstellung des Entwicklungsablaufes ersichtlich, gliedern sich die Muskeln 153 und 140 a sowie 140 b und 156 entsprechend ihrer Adultfunktion in zwei Gruppen:

1. Die Bein-Flug-Muskeln 153 und 140 a vermehren ihre Querschnittsfläche vorwiegend im letzten Drittel der Juvenilentwicklung. Der kleine Remotor 140 b und der Rotator 156 weisen dagegen während der letzten Zweidrittel der Juvenilzeit ein annähernd lineares Dickenwachstum auf. Die Kernvermehrung eilt bei allen vier Muskeln dem Dickenwachstum voraus, zeigt aber relativ gesehen einen recht ähnlichen Entwicklungsablauf. Die prozentualen Werte der Kernzahlen von Muskel 156 liegen allerdings z.T. erheblich höher. Somit teilen sich die Kerne dieses Muskels im letzten Drittel der Juvenilentwicklung langsamer. Infolge des gleichzeitig beschleunigten Dickenwachstums kommt es beim adulten Muskel 156 zu einer beträchtlich verschobenen Kernzahl-Faservolumen-Relation in den Muskelfasern (vgl. Abschnitt c, S. 11). Die Faserteilungen laufen indessen bei allen vier Muskeln in den mittleren Juvenilstadien 5 bis 8 am schnellsten ab.

2. Die Wachstumsleistung der beiden Bein-Flug-Muskeln 153 und 140 a ist, besonders im letzten Drittel der Juvenilentwicklung, erheblich grösser als die des kleinen Remotors 140 b und des Rotators 156. Infolgedessen differieren die beiden

Abb. 2. Prozentuale Zunahme quantitativer Merkmale verschiedener Muskeln während der Normalentwicklung



Wachstumskategorien auch hinsichtlich der durchschnittlichen Faserquerschnittsfläche (errechnet aus der mittleren Querschnittsfläche des Muskels, dividiert durch die mittlere Anzahl der Fasern): Die Fasern der Muskeln 153 und 140 a messen je $520\mu^2$, diejenigen der Muskeln 140 b und 156 hingegen nur $300\mu^2$ bzw. $290\mu^2$.

b) Histologische Angaben

Lichtmikroskopisch zeigen alle untersuchten Muskeln einen ähnlichen histologischen Aufbau. Typisch sind die vom Faserrand mehr oder weniger in Richtung des Zentrums vorspringenden lamellenartigen Myofibrillenreihen (vgl. Nüesch und Teutsch, 1968). Abgesehen vom Intersegmentalmuskel bzw. Rotator 156 bildet das Innere, namentlich bei Adulttieren, einen von losen Lamellenfragmenten erfüllten Plasmahof.

Muskelfärbung und Sarkomerenlänge weisen auf einen weiteren wesentlichen Unterschied zwischen den oben beschriebenen Muskelgruppen hin. So zeigen die beiden ausgewachsenen Bein-Flug-Muskeln 153 und 140 a im unfixierten Zustand eine rosabräunliche Färbung, die nach eigener Beobachtung jedoch nur während einer gewissen flugaktiven Periode erhalten bleibt (die ebenfalls rosabräunlichen Zirpmuskeln, darunter 122 und 105 a, sind entsprechend ihrer fortdauernden Aktivität dagegen während des ganzen Adultlebens gefärbt).

Die verhältnismässig kurzen, d. h. unter 3μ langen Sarkomeren (Tab. 1) deuten, in Anlehnung an die Untersuchungen von Usherwood (1967) sowie Jahromi und Atwood (1969), auf die phasische Natur dieser Muskeln hin. Im Gegensatz dazu bleiben die Muskeln 140 b und 156 farblos; auch weisen sie sowohl im 5. Juvenilstadium als auch - bei 156 besonders auffällig - im Adultstadium bedeutend längere Sarkomeren auf (möglicherweise ein Zeichen langsamerer Kontraktionsgeschwindigkeit).

Tabelle 1. Länge der Sarkomeren verschiedener Muskeln

Muskel Nr.	5. Stadium	Adultstadium
153	$3,54\mu$ ($s = \pm 0,29\mu$, $n = 67$)	$2,65\mu$ ($s = \pm 0,21\mu$, $n = 50$)
140 a	$3,37\mu$ ($s = \pm 0,33\mu$, $n = 71$)	$2,67\mu$ ($s = \pm 0,22\mu$, $n = 50$)
140 b	$6,14\mu$ ($s = \pm 1,12\mu$, $n = 61$)	$5,45\mu$ ($s = \pm 0,91\mu$, $n = 53$)
156	$6,30\mu$ ($s = \pm 1,52\mu$, $n = 70$)	$9,74\mu$ ($s = \pm 1,08\mu$, $n = 54$)

Die Verschiedenheit der Muskeltönung steht in Beziehung zur unterschiedlichen Stoffwechselaktivität der Muskeln (Edwards und Ruska, 1955; Boccacci und Bettini, 1956). Nach diesen Autoren enthalten die dunklen Muskelfasern mehr und grössere Sarkomeren (Mitochondrien) als die hellen und ermüden nach Kontraktion weniger rasch.

c) Kernzahl-Faservolumen-Relation (Kerndichte)

Normalerweise bestehen gewisse konstante Proportionen zwischen der Kernzahl und der Plasmamasse in einer Zelle. Diese Regel schien für den Fall der stark

spezialisierten Muskelfasern überprüfenswert. Die sog. Kern-Plasma-Relation der Muskelfasern kann auf dem lichtmikroskopischen Weg der Histometrie zwar nicht im eigentlichen Sinne bestimmt werden. Das anhand von Querschnitten messbare Faservolumen umfasst nämlich neben der plasmatischen Grundsubstanz auch die Myofibrillen und andere Organellen sowie die Kernmasse selbst. Die vorliegenden Ergebnisse (Tab. 2 a - 2 d) beruhen deshalb auf Messungen des Kernzahl-Faservolumen-Verhältnisses.

Dieses wird für die Querschnitts- Faservolumen pro Kern = $\frac{F \cdot T}{N_K}$,
messungen wie folgt berechnet:

wobei F die gemessene Fläche, T die Schnittdicke und N_K die theoretische, der gemessenen Fläche zugeordnete Anzahl ganzer Kerne des Querschnittes ausdrücken, N_K erhält man nach der Korrekturformel von Abercrombie (1946):

$$N_K = n_K \cdot \frac{T}{L + T},$$

in der n_K die Zahl der angeschnittenen Kerne und L die mittlere Kernlänge bezeichnen. Nach Einsetzen des Ausdruckes

für N_K im Nenner der obigen Gleichung Faservolumen / Kern = $\frac{F (L + T)}{n_K}$.
ergibt sich die gekürzte Formel:

Die für die Korrektur massgebliche Kernlänge beruht, wie in Kap. B. 2. (S. 6) erwähnt, auf meistens 110 Kernmessungen an Längsschnitten. Sie beträgt für die Muskeln 153, 140 a und 140 b im 5. Stadium 10μ , im 8. Stadium und adult $10,5\mu$, für 156 im 5. Stadium $10,5\mu$ sowie im 8. Stadium und adult 12μ . Diese Kerne sind dementsprechend schlanker.

Die Kernzahl-Faservolumen-Relation wurde für jeden Muskel separat berechnet (bei Querschnittsflächen grösser als $0,1 \text{ mm}^2$ aus Teilproben). Die in den Tabellen 2 a - 2 d angegebenen Normalwerte müssen insofern zurückhaltend interpretiert werden, als im Laufe der Juvenilentwicklung und auch kurz nach der Adulthäutung starke Verschiebungen des Kernzahl-Faservolumen-Verhältnisses zu erwarten sind. Nach den ersten 6 Tagen des Adultstadiums darf das Muskelwachstum jedoch als abgeschlossen betrachtet werden (vgl. Kap. B. 3., S. 5), was einen Vergleich der Kerndichten der verschiedenen Muskeln erlaubt. Unter den Ergebnissen sticht das den adulten Muskel 156 betreffende mit einem Faservolumen von über $10\,000\mu^3$ pro Kern gegenüber ca. $6200\mu^3$ bis $6800\mu^3$ bei den übrigen Muskeln besonders hervor. Eine Erklärung dazu ist schon in Abschnitt 3. a (S. 9) gegeben worden. Die naheliegende Vermutung, dass sich hier der Volumenanteil des Grundplasmas auf Kosten der Myofibrillen vergrössert haben könnte, stellt sich im histologischen Bild als unrichtig heraus. Damit erweist sich das Verhalten des Intersegmentalmuskels, wie es schon das histologische Faserbild, die auffallend langen Sarkomeren im Adultzustand und die längeren Kerne zeigten, wiederum als ungewöhnlich.

D. ERGEBNISSE DER DENERVATION IM JUVENILSTADIUM

Die experimentellen Untersuchungen umfassen:

Operationsserie A (5-10): Denervation der Muskeln 153, 140 a und 140 b

Tabelle 2a. Entwicklungsablauf normaler und denervierter Muskeln: Muskel 153

N O R M A L			Muskelfasern			Muskelquerschnitt			Muskelkerne			Kernzahl-Faser-volumen-Relation	
Stadium	Anzahl gemess. Muskeln	Faserzahl*	$\bar{x}$ des Adult-wertes	Anzahl gemess. Muskeln	Fläche in mm ² *	$\bar{x}$ des Adult-wertes	Anzahl gemess. Muskeln	Anzahl pro Querschnitt*	$\bar{x}$ des Adult-wertes	$\bar{x}$ des Normal-wertes	Anzahl gemess. Muskeln	1 Kern / μ^3 *	
5	14	130 118 - 148	4,8	15	0,0136 0,0114 - 0,0170	1	12	37 31 - 42	2,5		12	2590 2120 - 3340	
8	14	1630 1338 - 2193	60	14	0,0884 0,0707 - 0,106	6,3	12	218 187 - 245	15		12	2820 2120 - 3240	
adult	12	2700 2490 - 2888	100	12	1,40 1,25 - 1,67	100	10	1470 1190 - 1780	100		10	6790 5300 - 7700	
O P E R I E R T													
Opera-tions-stadium stad.	Anzahl gemess. Muskeln	Faserzahl*	$\bar{x}$ des Adult-wertes	$\bar{x}$ des Normal-wertes	Fläche in mm ² *	$\bar{x}$ des Adult-wertes	Anzahl gemess. Muskeln	Anzahl pro Querschnitt*	$\bar{x}$ des Adult-wertes	$\bar{x}$ des Normal-wertes	Anzahl gemess. Muskeln	1 Kern / μ^3 *	
5	adult	Inorax-seite Op.-seite	6	12	0,0406 0,0102 - 0,0646	2,9	8	94 19 - 187	6,4	6,4	8	3430 2110 - 4460	
		Gegen-seite	9		1,42 1,12 - 1,53		9	—				—	
8	adult	Inorax-seite Op.-seite	8	70	0,209 0,151 - 0,272	15	8	383 292 - 517	26	26	8	3990 2050 - 5850	
		Gegen-seite	8		1,27 1,06 - 1,48		8	—				—	
5	8	Inorax-seite Op.-seite	7	15	0,0263 0,0084 - 0,0520	1,9	7	80 33 - 147	5,4	37	7	2230 1730 - 2530	
		Gegen-seite	7		0,0845 0,0758 - 0,0916		7	—				—	

* Mittelwert und Variationsbreite

Serie A

Serie B₁

Serie C

Tabelle 2b. Entwicklungsablauf normaler und denervierter Muskeln: Muskel 140a

N O R M A L		Muskelfasern		Muskelquerschnitt				Muskelkerne		Kernzahl-Faser- volumen-Relation			
Stadium	Anzahl gemess. Muskeln	Faserzahl*	$\bar{x}$ des Adult- wertes	Anzahl gemess. Muskeln	Fläche in mm ² *	$\bar{x}$ des Adult- wertes	Anzahl gemess. Muskeln	Anzahl pro Querschnitt* Muskeln	$\bar{x}$ des Adult- wertes	$\bar{x}$ des Normal- wertes	Anzahl gemess. Muskeln	1 Kern / μ^3 *	
5	16	202 164 - 236	7,2	16	0,0218 0,0153 - 0,0286	1,5	12	42 35 - 50	2,5		12	3560 2580 - 4370	
8	14	2060 1597 - 2571	73	14	0,160 0,133 - 0,200	11	12	297 249 - 421	18		12	3780 3330 - 4730	
adult	10	2820 2739 - 2954	100	10	1,48 1,38 - 1,59	100	10	1660 1450 - 1880	100		10	6260 5580 - 6950	
O P E R I E T													
Opera- tions- stad.	Anzahl gemess. Muskeln	Faserzahl*	$\bar{x}$ des Adult- wertes	$\bar{x}$ des Normal- wertes	Fläche in mm ² *	$\bar{x}$ des Adult- wertes	$\bar{x}$ des Normal- wertes	Anzahl gemess. Muskeln	Anzahl pro Querschnitt* Muskeln	$\bar{x}$ des Adult- wertes	$\bar{x}$ des Normal- wertes	Anzahl gemess. Muskeln	1 Kern / μ^3 *
5	Op.- seite Gegen- seite	990 395 - 2191 3060 2843 - 3294	35 35	35	0,147 0,0265 - 0,376 1,55 1,28 - 1,79	10 10	10	9 9	253 79 - 716 —	15 15	15	9 9	4290 1190 - 6050 —
8	Op.- seite Gegen- seite	2090 1670 - 2352 2730 2468 - 3209	74 74	74	0,317 0,110 - 0,416 1,42 1,24 - 1,57	21 21	21	8 8	506 300 - 733 —	31 31	31	8 8	4440 3610 - 4820 —
5	Op.- seite Gegen- seite	397 119 - 584 2150 1995 - 2287	14 14	19	0,0418 0,0352 - 0,0621 0,166 0,152 - 0,175	2,8 2,8	26	7 7	88 58 - 144 —	5,3 5,3	30	7 7	3460 2670 - 4330 —

* Mittelwert und Variationsbreite

Serie A

Serie B₁

Serie C

Tabelle 2c. Entwicklungsablauf normaler und denervierter Muskeln: Muske! 140b

NORMAL			Muskelfasern			Muskelquerschnitt			Muskelkerne			Kernzahl-Faser- volumen-Relation		
Stadium	Anzahl gemess. Muskeln	Faserzahl*	% des Adult- wertes	Anzahl gemess. Muskeln	Fläche in mm ² *	% des Adult- wertes	Anzahl gemess. Muskeln	Anzahl pro Querschnitt*	% des Adult- wertes	Anzahl gemess. Muskeln	% des Adult- wertes	Anzahl 1 Kern / μ^3 *		
5	15	63 47 - 71	27	15	0,0071 0,0047 - 0,0086	9,8	12	15 12 - 17	18	12	18	3360 2670 - 4110		
8	14	222 194 - 244	93	14	0,0297 0,0242 - 0,0353	41	12	43 35 - 47	52	12	52	4740 3900 - 5770		
adult	10	238 212 - 253	100	10	0,0725 0,0552 - 0,0930	100	10	82 74 - 87	100	10	100	6220 4780 - 8030		
OPERIERT														
Opera- tions- stad.	Anzahl gemess. Muskeln	Faserzahl*	% des Adult- wertes	% des Normal- wertes	Anzahl gemess. Muskeln	Fläche in mm ² *	% des Adult- wertes	% des Normal- wertes	Anzahl gemess. Muskeln	Anzahl pro Querschnitt*	% des Adult- wertes	% des Normal- wertes	Anzahl gemess. Muskeln	1 Kern / μ^3 *
5	(5)	(150)** (100 - 197)	(63)	(63)	8	0,0240 0,0135 - 0,0403	33	33	8	81 52 - 146	99	99	8	2100 1440 - 2800
	8	258 220 - 310			8	0,0761 0,0631 - 0,0836			8	78 65 - 92			8	6880 5510 - 7570
8	8	211 110 - 275	89	89	8	0,0474 0,0288 - 0,0681	65	65	8	132 95 - 194	161	161	8	2580 1910 - 3640
	8	271 239 - 313			8	0,0724 0,0499 - 0,0914			8	82 67 - 98			8	6110 5070 - 6850
5	7	156 119 - 176	66	70	7	0,0165 0,0122 - 0,0190	23	56	7	43 34 - 49	52	100	7	2670 2400 - 3230
	7	215 194 - 238			7	0,0292 0,0247 - 0,0354			7	42 39 - 47			7	4740 4080 - 5640

* Mittelwert und Variationsbreite, ** mittlere Anzahl identifizierbarer Fasern

Serie A

Serie B₁

Serie C

Tabelle 2d. Entwicklungsablauf normaler und denervierter Muskeln: Muskel 156

N O R M A L			Muskel Fasern			Muskelquerschnitt			Muskel Kerne			Kernzahl-Faser- volumen-Relation			
Stadium	Anzahl gemess. Muskeln	Faserzahl*	% des Adult- wertes	Anzahl gemess. Muskeln	Fläche in mm ² *	% des Adult- wertes	Anzahl gemess. Muskeln	Anzahl pro Querschnitt*	% des Adult- wertes	% des Normal- wertes	Anzahl gemess. Muskeln	1 Kern / μ^3			
5	16	70 58 - 88	23	16	0,0055 0,0039 - 0,0081	6,2	12	15 14 - 17	25		12	2460 1710 - 3220			
8	14	248 194 - 290	81	14	0,0285 0,0200 - 0,0336	32	12	43 39 - 46	72		12	4520 3080 - 5610			
adult	10	305 233 - 365	100	10	0,0882 0,0704 - 0,112	100	10	60 53 - 74	100		10	10490 8510 - 14130			
O P E R I E T															
Opera- tions- stad.	Thorax- stadium seite	Anzahl gemess. Muskeln	Faserzahl*	% des Adult- wertes	% des Normal- wertes	Anzahl gemess. Muskeln	Fläche in mm ² *	% des Adult- wertes	% des Normal- wertes	Anzahl pro Querschnitt*	Anzahl gemess. Muskeln	% des Adult- wertes	% des Normal- wertes	Anzahl gemess. Muskeln	1 Kern / μ^3
8	adult	(7)	(133)** (87 - 194) 309 227 - 422	(44) (44)		7 7	0,0325 0,0175 - 0,0512 0,0860 0,0732 - 0,0976	37 37		72 49 - 94 68 62 - 73	7 7	120 120	120	7 7	3100 2330 - 3910 9110 8230 - 11040

* Mittelwert und Variationsbreite, ** mittlere Anzahl identifizierbarer Fasern

(Nerv 4) im 5. Stadium - Auswertung adult bzw. im 10. Stadium.

Operationsserie B₁ (8-10): Denervation der Muskeln 153, 140 a und 140 b (Nerv 4) im 8. Stadium - Auswertung adult.

Operationsserie B₂ (8-10): Denervation des Muskels 156 (Nerv 6) im 8. Stadium - Auswertung adult.

Operationsserie C (5-8): Denervation der Muskeln 153, 140 a und 140 b (Nerv 4) im 5. Stadium - Auswertung im 8. Stadium.

Bei der Operationsserie A (5-10) kamen ausser den Muskeln der Operations- und Gegenseite zusätzlich noch die homonomen Muskeln 122 und 105 a des Mesothorax zu Untersuchung.

Die quantitativen Ergebnisse dieser Operationsserien können in der Gegenüberstellung mit den Mittelwerten der Kontrolltiere aus den Tabellen 2 a - 2 d entnommen werden.

Bei der Beurteilung der Normalverhältnisse im vorigen Kapitel konnte die Muskelänge wegen der nahezu gleichförmigen Längenzunahme aller Muskeln unberücksichtigt bleiben. Für die Bewertung der Verhältnisse nach der Denervation besteht diese Voraussetzung nicht ohne weiteres, da denervierte Muskeln nicht nur in der Dicke, sondern, wenngleich geringfügig, auch in der Länge hinter den Muskeln der Gegenseite (hier mit Vorbehalt als normal angenommen) zurückstehen, und zwar um durchschnittlich 6,6% (normal: zwischen grösserem und kleinerem Wert 2%). Die Wachstumshemmung durch Denervation ist aber so gross, dass diese geringe Längendifferenz nicht ins Gewicht fällt. Das Längenwachstum der Muskeln kann deshalb im folgenden erneut vernachlässigt werden.

1. Wachstumsleistung der denervierten Muskeln ('Restmuskeln')

Um die Frage nach der postoperativen Wachstumsleistung der denervierten Muskeln beantworten zu können, werden die in Prozenten der bei den Kontrolltieren festgestellten Adultbeträge ($\approx 100\%$) angegebenen Werte der denervierten Seite jeweils mit den bei den Kontrolltieren angeführten Prozenten des Adultwertes im Operationsstadium verglichen. Danach führt die Denervation nicht zu einer vollständigen Wachstumshemmung bei den betroffenen Muskeln. Das Dickenwachstum und die Kernvermehrung halten im Gegenteil, unabhängig von der Längenzunahme der Muskeln, noch über eine längere nervenfreie Entwicklungsperiode an (über die Faserzahl können aus noch später zu erläuternden Gründen - siehe Abschnitt 3, S. 18- diesbezüglich keine sicheren Angaben gemacht werden). Dieses restliche Wachstum zeigt aber keine muskel- und merkmalspezifischen Verhaltensweisen mehr. Diese Eigenheiten sind möglicherweise in besonderem Masse vom Einfluss des Nervensystems abhängig.

2. Reaktionsweise der verschiedenen Muskeln und ihrer quantitativen Merkmale

Die Werte der denervierten Seite sind in Prozenten der bei den Normaltieren des entsprechenden Auswertungsstadiums festgestellten Beträge ($= 100\%$) ausgedrückt. Diese Prozentanteile liefern gleichsam ein Mass nicht nur für die Schädigung, sondern indirekt auch für die Nervenabhängigkeit der Muskeln oder deren quantitativen

Merkmale wie Faserzahl, Muskelquerschnittsfläche und Kernvermehrung.

Der Vergleich der prozentualen Schädigungsgrade (% des Normalwertes) führt für die Operationsserie A (5-10) und die Operationsserie B₁₊₂ (8-10) zu folgendem gemeinsamen Ergebnis: Die Denervation wirkt sich allgemein auf das Dickenwachstum der Muskeln am stärksten hemmend aus. Am wenigsten unterdrückt wird bei den Muskeln 153 und 140 a die Faserteilung und bei den Muskeln 140 b und 156 die Zunahme der Kerne.

Das Resultat der Operationsserie C (5-8) weicht hiervon nur bezüglich der Muskeln 153 und 140 a ab, bei denen die Faserteilung am meisten, die Kernvermehrung dagegen am wenigsten gestört ist.

Besonders überraschend verhält sich die Kernvermehrung beim kleinen Remotor 140 b der Operationsserie B₁ (8-10). Seine Kernzahl erreicht pro Muskelquerschnitt nicht nur den normalen Adultwert, sondern übertrifft diesen sogar um rund das Anderthalbfache (161% der normalen Kernzahl). Beim Vergleich der Einzelwerte zeigt sich, dass die abnorme Kernvermehrung nicht etwa nur auf einzelne Extreme beschränkt ist. So erreichen 5 von 8 untersuchten Muskeln über 140% und alle mehr als 110% der adulten Kernzahl. Die Gegenmuskeln der operierten Tiere weisen die gleichen mittleren Kernzahlen pro Muskelquerschnitt auf wie die Muskeln der Kontrolltiere. Das Resultat des Intersegmentalmuskels 156 ist jenem von 140 b ähnlich. Die normale Kernzahl wird vom denervierten Muskel ebenfalls überschritten.

Nach dem Ausmass der Schädigung lassen sich die verschiedenen Muskeln wie folgt einstufen: Am empfindlichsten beeinträchtigt ist das Wachstum des Subalar-muskels 153. Ihm steht der grosse Remotor 140 a nicht viel nach. Der langsam wachsende kleine Remotor 140 b ist mit Abstand am wenigsten betroffen. Aus dem Resultat der Operationsserie B₂ (8-10) zu schliessen steht der Rotator abdominis 156 an dritter Stelle zwischen 140 a und 140 b. - Bei diesem zweiten Vergleich fällt auf, dass sich die denervationsbedingte Schädigung der verschiedenen Muskeln in der Regel proportional verhält zur Wachstumsleistung der entsprechenden normalen Muskeln (Abb. 2).

Wie bereits erwähnt, wird durch die Nervenunterbrechung das Dickenwachstum des Muskels stärker gehemmt als die Kernteilungen. Dadurch verschiebt sich das normale Verhältnis von Kernzahl zu Faservolumen in Richtung einer höheren Kerndichte. Diese Disproportion zeigt sich am auffälligsten bei den im Adultzustand ausgewerteten Muskeln, gleichgültig, ob die Operation im 5. oder im 8. Stadium erfolgt ist. Sie ist am grössten bei den Muskeln 156 der Operationsserie B₂ mit nur 30% und 140 b der Serie B₁ und C mit nur 41% bzw. 34% des normalen Faservolumens pro Kern.

Dieses Ergebnis belegt jedenfalls deutlich, dass nach Denervation um die Muskelkerne nicht die normale Plasmamenge aufgebaut wird.

3. Histologische Struktur der denervierten Muskeln

Durch die Nervendurchtrennung erleidet die histologische Feinstruktur bei allen betroffenen Muskeln mehr oder weniger starke degenerative Veränderungen. Ihr Ausmass nimmt mit der Dauer der nervenfreien Entwicklung des Muskels zu.

Die geordnete Lamellenstruktur der Myofibrillen fällt meist völlig dahin (Abb. 3).



Abb. 3. Fasern von Muskel 140 a (grosser Remotor coxae) im Querschnitt:
 A Normalzustand im 5. Juvenilstadium (Operationsstadium)
 B Normalzustand im 8. Juvenilstadium
 C Zustand im 8. Stadium nach Denervation im 5. Stadium: Lamellenstruktur der Myofibrillen beginnt sich aufzulösen.

Die Teilung der Fasern geschieht nicht immer koordiniert, scheinbar nur an einzelnen Stellen im Muskelgefüge und ergibt dann häufig verzerrte Faserquerschnittsformen. Dies führt beim kleinen Remotor coxae 140 b und beim Rotator 156 mehrmals so weit, dass nur ein Teil der Muskelfasern voneinander abgegrenzt und numerisch erfasst werden kann. In diesem Fall erwies sich die Anzahl aller erfassbarer Fasern für die Beurteilung der quantitativen Denervationsergebnisse aber dennoch als brauchbar.

Auch sind die durchschnittlichen Faserquerschnittsflächen überall erheblich kleiner als im Normalfall. Beispielsweise erreichen die einzelnen ausgewachsenen Fasern beim Muskel 153 eine durchschnittliche Querschnittsfläche von nur $130 \mu^2$, bei 140 a eine solche von nur $149 \mu^2$ gegenüber normal $520 \mu^2$ bei beiden Muskeln.

Die Querstreifenbildung (nur bei den Operationsserien A (5–10) und B₁₊₂ (8–10) untersucht) wird durch die Denervation zwar nicht generell unterbunden, hält aber mit der Längenzunahme des Muskels offenbar nicht ganz Schritt. Dadurch sind die Sarkomeren länger als normal. In der Operationsserie A z. B. beträgt die Länge der Sarkomeren beim Subalarmuskel 153 $3,45 \mu$ ($s = \pm 0,48 \mu$, $n = 34$) und beim grossen Remotor 140 a $3,17 \mu$ ($s = \pm 0,32 \mu$, $n = 41$) anstatt normal $2,65 \mu$ bzw. $2,67 \mu$ (vgl. auch Tabelle 1). Die Sarkomeren des kleinen Remotors 140 b sind mit $10,6 \mu$ ($s = \pm 1,8 \mu$, $n = 46$) sogar fast doppelt so lang wie normal ($5,45 \mu$). Bei den Bein-Flug-Muskeln 153 und 140 a der Operationsserie A erscheinen die Querstreifen nur noch als Z-Linien; vielen Fasern fehlen auch diese.

Einzig die normale Beschaffenheit der Kerne und deren für die jeweiligen Muskeln charakteristischen Längen scheinen nach der Nervenunterbrechung unverändert erhalten zu bleiben. Ein Kernzerfall konnte in keinem Präparat festgestellt werden.

Ergänzend sei noch auf die Beobachtung bei der physiologischen Auswertung hingewiesen, dass den adulten Bein-Flug-Muskeln der rosabräunliche Farbton fehlt (vgl. Kap. C. 3. b, S. 11).

4. Einfluss der Denervation ausserhalb des Innervationsgebietes

Nach den Untersuchungen von Teutsch (1970) an *Periplaneta americana* hemmt die Nervendurchtrennung auf der einen Körperseite nicht nur das Wachstum der denervierten Muskeln. Der störende Einfluss wirkt sich auch auf andere Muskeln im gleichen Segment (ipsi- und kontralateral) und schwächer auch in weiteren Segmenten (transsegmental) aus. Teutsch vermutet daher, dass durch den Nervenschnitt retrograd auch das Ganglion und insbesondere die Motoneuronen, welche die gegenseitigen Muskeln innervieren, in Mitleidenschaft gezogen würden. Eine Nachprüfung dieser bei Schaben gefundenen Verhältnisse an *Gryllus bimaculatus* drängte sich auf, nicht zuletzt in dem Gedanken, gegebenenfalls auf die nicht denervierten Muskeln der Gegenseite als Kontrolle zurückgreifen zu können. Zu diesem Zweck wurden nicht denervierte, auf der Gegenseite des Metathorax und im Mesothorax liegende Muskeln operierter Tiere mit den homologen Muskeln normaler Tiere verglichen.

Wie man schon den Tabellen 2 a - 2 d entnehmen kann, liegen die meisten Mittelwerte der nicht operierten Gegenseite innerhalb der für die Normaltiere geltenden Variationsbreiten. Nur die mittleren Faserzahlen der Operationsserien A (5-10) und B₁ (8-10) unter- oder überschreiten die Variationsbreiten der Kontrolltiere knapp. In allen Fällen aber greifen die Variationsbreiten mehr oder weniger stark ineinander über.

Der Vergleich der zur Frage stehenden Muskeln führt allerdings erst dann zu einem gültigen Entscheid, wenn alle Einzelwerte miteinbezogen werden. Dies erfordert andererseits eine Beschränkung des zu prüfenden Zahlenmaterials auf eine repräsentative Auswahl geeigneter Muskeln und ihrer quantitativen Merkmale. Hierzu gehören vorzugsweise die schnellwachsenden Muskeln 153 und 140 a, die eine etwaige retrograde Schädigung im Ganglion am empfindlichsten beantworten würden. Zur Abklärung der Möglichkeit einer transsegmentalen Störung wurden ferner die homonomen Mesothoraxmuskeln 122 und 105 a der Operationsserie A (5-10) untersucht. Als Vergleichsbasis diente die Muskelquerschnittsfläche, von der auf Grund der Denervationsergebnisse (Abschnitt 2, S. 18) am ehesten ein Hinweis auf eine Wachstumsstörung zu erwarten ist. Auf eine Kontrolle von Prothoraxmuskeln und nicht denervierter Muskeln der metathorakalen Operationsseite wurde dagegen in Anbetracht des weiter unten erwähnten Resultates verzichtet.

In Abbildung 4 sind die Mittel- und Einzelwerte der zu vergleichenden Muskelquerschnittsflächen graphisch dargestellt. Aus darstellerischen Gründen wurden bei den verschiedenen Muskeln als Adultwert der Kontrolltiere 100% angenommen. Die links- und rechtsseitigen Mesothoraxmuskeln 122 und 105 a der operierten Tiere sind durch zwei getrennte Säulen vertreten. Eine Linie verbindet jeweils die Einzelwerte desselben Tieres.

Aus dem Diagramm ist ersichtlich, dass nicht nur die Variationsbreiten, sondern,

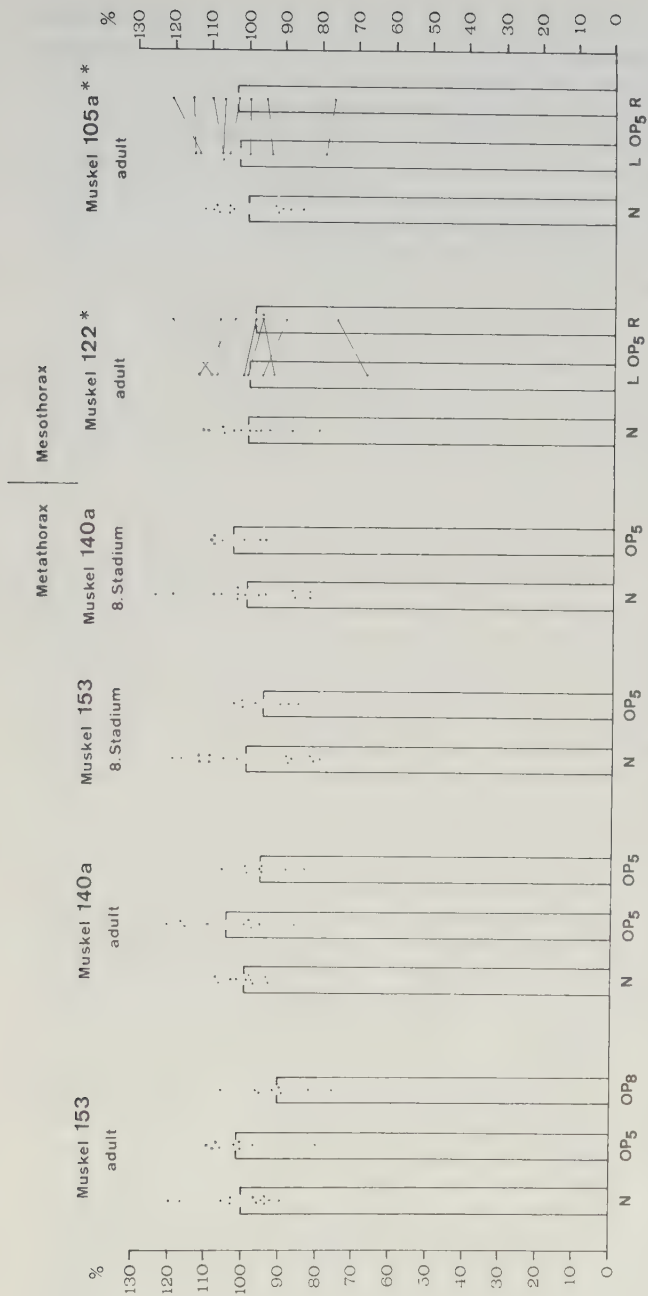


Abb. 4. Kontrolle von Muskeln ausserhalb des von der Nervenunterbrechung betroffenen Innervationsgebietes (nicht denervierte Gegenseite des Metathorax sowie linke und rechte Seite des Mesothorax) auf einen etwaigen indirekten Einfluss der Denervation anhand der Querschnittsfläche.

Erklärung: N Normalwert (Mittelwert $\approx 100\%$), OP5 Tiere im 5. Stadium operiert, OP8 Tiere im 8. Stadium operiert, L linke Mesothoraxseite, R rechte Mesothoraxseite,
 * Mittelwert der Normaltiere ($100\% = 0,197 \text{ mm}^2$), ** Mittelwert der Normaltiere ($100\% = 0,597 \text{ mm}^2$).

gemessen an ihrem zahlenmässigen Anteil, auch die einzelnen Querschnittswerte der einander gegenübergestellten Muskeln stark ineinander übergreifen. Dementsprechend erscheinen dem Betrachter die fraglichen Muskeln auch nicht auffällig voneinander verschieden. Dieses augenscheinliche Ergebnis wurde mit Hilfe des Rangtestes nach Wilcoxon (Documenta Geigy, Wissenschaftliche Tabellen. 7. Aufl. Basel 1968) noch statistisch abgesichert. Das Ergebnis dieses Testes besagt allerdings lediglich, dass bei der vorhandenen Grösse des Stichprobenmaterials zwischen den nicht denervierten Muskeln operierter Tiere und den homologen Muskeln der Normaltiere kein signifikanter Unterschied festzustellen ist. Die übereinstimmenden Testresultate dreier verschiedener Operationsserien erhöhen aber den Wert der obigen Aussage erheblich.

Aus der Anstiegsrichtung der Verbindungsgeraden ist zudem ersichtlich, dass die Werte der linken und rechten Mesothoraxmuskeln gegeneinander vertauschbar, d.h. nicht einseitig durch die Operation beeinflusst worden sind.

Dieses Untersuchungsergebnis berechtigt somit zur Annahme, dass sich der Einfluss der Nervendurchtrennung auf die direkt betroffenen Muskeln des entfernten Nerves beschränkt.

5. Physiologische Ergebnisse

Zur Prüfung der Kontraktionsfähigkeit, die nur an Adulttieren vorgenommen wurde, eignete sich der Subalarmuskel 153 wegen seines leichten Zuganges von aussen her am besten. Um den denervierten Muskel einigermaßen gesondert prüfen zu können, wurden die Nachbarmuskeln von ihren Ansatzstellen gelöst. Diese Muskeln waren nämlich in der Lage, durch Nebenschlüsse im Blut gereizt, selber zu kontrahieren und den denervierten Restmuskel 153 auf dem Weg der Skelettdeformation in täuschend kontraktionsähnliche Zuckbewegungen zu versetzen. Die im 5. und im 8. Stadium denervierten Muskeln (Operationsserien A und B₁) verhielten sich gleich und können daher gemeinsam besprochen werden.

Normalerweise reagiert der Muskel 153 mit deutlich erkennbaren Einzelzuckungen noch auf Reizfrequenzen von 55 bis 60 Hz, bei einer Spannung von minimal 450 mV und bei 1 msec Dauer des rechteckigen Einzelreizes. Im Gegensatz dazu sprach der denervierte Muskel auf kurze Einzelreize nicht mehr an. Dagegen löste Gleichstrom mit einer Spannung von minimal 800 mV bei 10 von 12 gemessenen Restmuskeln unmittelbar nach dem Schliessen des Stromkreises (on-Reiz) eine langsame Zuckung von etwa 1 sec Dauer aus. Alle diese Muskeln beantworteten aber auch mechanische Reize mit asynchronen Kontraktionen einzelner Fasern oder Fasergruppen. Nur zwei Muskeln, die im 5. Stadium denerviert worden waren, schienen auf elektrische und mechanische Stimulation hin überhaupt nicht mehr zu reagieren. - Bei denervierten Säugetiermuskeln ändert sich die elektrische Reizbarkeit in vergleichbarer Weise (vgl. Tower, 1939).

6. Einfluss der Operation auf die postoperative Entwicklungsdauer

Der operative Eingriff führt zu keiner oder nur zu einer minimalen Verlängerung der postoperativen Entwicklungszeit. Während die Kontrolltiere vom 5. Stadium an

gemessen im Mittel nach 31½ Tagen (31-33, n= 10) adult wurden, benötigten die Tiere der Operationsserie A (5-10) trotz der Nachoperation im 8. Stadium nicht mehr als 32½ Tage (31-33, n= 9). Unbedeutend verlängert war die Entwicklung, nämlich auf 32 Tage (29-34, n= 15), wenn der Eingriff erst im 8. Stadium erfolgte (Operationsserie B₁₊₂ (8-10)). In der gleichen Zeit wie die Normaltiere mit beinahe 15 Tagen (14-15, n=7) entwickeln sich die Tiere der Operationsserie C (5-8). Von einer operationsbedingten Entwicklungsverzögerung kann folglich kaum gesprochen werden. Allenfalls hätte man einen Einfluss der Wundheilung auf die Dauer des Operationsstadiums selbst erwartet. Tatsächlich übertraf dieses in keinem einzigen Fall die normale Zeitspanne.

E. DISKUSSION

1) Vergleich mit *Periplaneta americana* L.

Die Feststellung von Teutsch (1970), dass sich der Einfluss der Nervenunterbrechung bei *Periplaneta americana* auch ausserhalb des Innervationsfeldes bemerkbar macht, kann für *Gryllus bimaculatus* nicht bestätigt werden. Doch dürfte die fehlende engere Verwandtschaft zwischen den beiden hemimetabolen Insektenarten zur Klärung dieser Diskrepanz allein kaum genügen. Auch der Gedanke, der einseitige Ausfall einiger denervierter Muskeln des Metathorax schaffe infolge möglicher Verlagerung der Muskelbelastung ungleiche Entwicklungsbedingungen, bringt das Problem keiner Lösung näher. Bekanntlich werden Muskeln durch 'Uebung' gestärkt (vgl. auch Helander, 1961). Bei *Periplaneta* könnte dies für die Mehrzahl der mesothorakalen Muskeln, vor allem jedoch für die Prothoraxmuskeln (im Mittel bis um das Zweifache vergrössert) tatsächlich auch zugegriffen haben. Auf der anderen Seite sind aber bei den gleichen Versuchstieren die metathorakalen Muskeln der nicht operierten Gegenseite und einige Muskeln im Mesothorax ähnlich wie nach Denervation kleiner als normal. Gegen die Annahme, die starke Zunahme einzelner Muskeln sei durch die verlängerte postoperative Juvenilzeit bedingt, spricht, wie Teutsch selber bemerkt, der Grössenunterschied zwischen den einander auf beiden Seiten entsprechenden Muskeln, der im Prothorax sogar 40% übersteigt. Näherliegend wäre die Vermutung, dass der einseitige Nervenschnitt über eine retrograde Schädigung im metathorakalen Ganglion zu einer Weiterausbreitung des störenden Einflusses auf benachbarte Innervationsgebiete geführt hätte. Dieses Uebergreifen beispielsweise von der einen nach der anderen Körperseite wäre am ehesten auf dem direkten, d. h. nicht durch synaptische Barrieren unterbrochenen Weg der ganglionären Nervenfasern vorstellbar. Genaue topographische Untersuchungen am mesothorakalen Ganglion von *Schistocerca gregaria* (Bentley, 1969), dessen Motoneuronenmuster im übrigen mit jenem des Meso- und Metathorakalganglion von *Periplaneta americana* ziemlich genau übereinstimmt, ergaben jedoch, dass die Zellkörper aller identifizierten neuronalen Einheiten auf derselben Seite liegen wie die von ihnen innervierten Muskeln; d. h. es findet keine Chiasmabildung statt. Vor allem sind unter den näher geprüften Nervenzellen auch keine ermittelt worden, die beide Körperseiten innervieren. (Neuronenkartierungen bei *Periplaneta* durch Cohen und Jacklet, 1967, sowie Young, 1969).

Teutsch beobachtete bei *Periplaneta* keine histologischen Veränderungen an denervierten Muskelfasern. Ausserdem erreichten alle Muskeln, unabhängig von der Grösse der Faserzahl im Operationsalter, die normale Adulthoodzahl. Für *Gryllus* treffen keine der beiden Feststellungen zu. Hier weicht das histologische Querschnittsbild der Fasern denervierter Muskeln je nach der postoperativen Entwicklungsdauer und je nach Muskel mehr oder weniger stark vom Normalbild ab. - Die Auflösung der lamellenförmigen Myofibrillen in kleine Einheiten lässt sich übrigens dadurch erklären, dass die Myofilamente nicht alle gleichzeitig, sondern an verschiedenen Stellen sukzessive vom Myofibrillenrand her abgebaut werden (vgl. Rees und Usherwood, 1972).

Die Teilung der Muskelfasern ist nach Denervation ebenfalls gestört. Die beträchtlich voneinander abweichenden Faserdicken in einigen denervierten Muskeln, vornehmlich im kleinen Remotor coxae 140 b und im Intersegmentalmuskel 156, lassen darauf schliessen, dass die Faserteilungen trotz fehlenden Dickenwachstums an wenigen Stellen im Muskel konzentriert weiter ablaufen. Dies könnte im Extrem so weit führen, dass einige aussergewöhnlich dünne oder schwache Fasern durch die passive Längsdehnung des Muskels bei der Häutung einfach zerreißen und deshalb verlorengehen. Dadurch liesse sich die Tatsache erklären, dass einzelne denervierte Muskeln bei der Auswertung weniger Fasern besitzen als zum Zeitpunkt der Operation.

Eine nennenswerte Verlängerung der postoperativen Entwicklungszeit, wie sie Teutsch bei der Schabe feststellte (Entwicklungsdauer nach der Operation im Durchschnitt um das Doppelte verlängert), kann für meine Versuchstiere ebenfalls nicht bestätigt werden. Unerwartet ist vor allem, dass bei *Gryllus* das Operationsstadium selbst zeitlich nicht über die Norm ausgedehnt war. Edwards und Palka (im Druck) beobachteten bei der Hausgrille nach *Cerci*amputation ebenfalls keine Entwicklungsverzögerung.

2) Einfluss der Denervation auf das Muskelwachstum

Obwohl die Nervenunterbrechung bei den betroffenen Muskeln von *Gryllus* mitunter starke degenerative Veränderungen hervorrufen kann, wird das Muskelwachstum durch den Eingriff nicht vollständig angehalten. Es kommt also noch zu einem gewissen, für die verschiedenen Muskeln allerdings nicht charakteristischen Restwachstum. Beispielsweise nimmt beim denervierten, wahrscheinlich phasischen Subalarmmuskel 153 die Querschnittsfläche um das 3fache statt um das 103fache zu, und beim Beinmuskel 140 b betragen die entsprechenden Vermehrungsfaktoren 3,4 gegenüber 10 beim Normalwachstum (Auswertung 38 1/2 Tage nach der Operation). Ein vergleichbares Ergebnis erbringt die Untersuchung von Zelená (1962) an jungen, in starkem Wachstum begriffenen Ratten. Dieser Autor fand nach Nerven-durchtrennung für den tonischen *Musculus soleus* nach einer postoperativen Entwicklungszeit von 2 Monaten eine 4,5fache Gewichtsvermehrung gegenüber einer 75fachen im Normalfall. Der denervierte phasische *Musculus extensor digitorum longus* vermehrt sich in dieser Zeit anstatt 50mal noch 5,5mal.

Am Denervationsergebnis beim kleinen Remotor coxae 140 b und Rotator abdominis 156 von *Gryllus* ist die ungehinderte, z. T. sogar weit übersteigerte Kern-

vermehrung besonders erstaunlich. Diese könnte zu dem Schluss verleiten, dass die Denervation Kernteilungen zu provozieren vermöge. Das Problem wurde schon früher, im Zusammenhang mit adult denervierten Vertebratenmuskeln, diskutiert (siehe Tower, 1939, sowie Gutmann und Zelená, 1962). Bowden (1954) führt die Kernzunahme allerdings allein auf eine Verschiebung der Kerndichte zurück; mitotische Kernfiguren konnte die Autorin an menschlichem Sektionsgut nicht auffinden. Gutmann und Zelená stellten zwar ebenfalls keine absolute Zunahme der Kerne fest, konnten hingegen an denervierten Rattenmuskeln häufig Kernmitosen beobachten. Die Autoren nehmen deshalb an, dass sich Kernvermehrung und Kernabbau die Waage halten. Sie untermauern ihre Auffassung mit dem biochemischen Befund, dass der absolute DNS-Gehalt des denervierten Muskels anfänglich stark ansteigt.

Da bei den denervierten Muskeln von Gryllus die Kernvermehrung das Dickenwachstum regelmässig übertrifft, entsteht ein zuungunsten der Muskelfasermasse verschobenes Kernzahl-Faservolumen-Verhältnis. Ausserdem lassen die stark voneinander abweichenden einzelnen Verhältniswerte der denervierten Muskeln nicht auf eine strenge quantitative Abhängigkeit zwischen Kernzahl und Fasermasse schliessen. Somit darf im Falle der Grillen angenommen werden, dass die Muskelkerne zumindest nicht allein das plasmatische Wachstum bestimmen.

Aus den obigen Ausführungen ist immerhin zu entnehmen, dass das Muskelwachstum nicht allein vom Einfluss des Nervensystems abhängt. Ein überraschender Fall eines sogar nervenunabhängigen Muskelwachstums ist durch Wigglesworth (1956) bekannt geworden, welcher fand, dass eine Denervation der Intersegmentalmuskeln von *Rhodnius prolixus* den Zyklus von Entwicklung und Rückbildung, dem diese Muskeln unterworfen sind, nicht beeinflusst. Abgesehen von dieser Ausnahme und ungeachtet der Faktoren (z. B. Hormone), die das Wachstum über den Weg der Hämolymphe bestimmen mögen, kommt dem Nervensystem für die Muskelentwicklung zweifellos eine entscheidende Bedeutung zu. Vorläufig bleibt aber offen, ob der Nerveneinfluss lediglich für die Aufrechterhaltung des Muskels verantwortlich ist, d. h. eine Atrophie verhindert, oder ob die Nerven zusätzlich noch eine eigentliche entwicklungsstimulierende Funktion ausüben (vgl. Nüesch und Bienz, 1972). Eine unspezifische Wachstumsstimulation, wie sie auf dem Hämolympheweg zu erwarten ist, müsste von den Muskeln – aus ihrer unterschiedlichen Ausbildung (z. B. in Dicke oder Farbton) zu schliessen – jedenfalls in spezifischer Weise beantwortet werden. Hierbei können myogene und neurogene Faktoren eine Rolle spielen. Für die Beteiligung eines spezifischen, gewissermassen morphogenetischen Einflusses des Nervensystems spricht auch das Ergebnis jener Nerven austauschexperimente, durch die es in der Tat gelungen war, die physiologischen und biochemischen Eigenschaften eines Muskels umzuwandeln (Buller u. Mitarb., 1960, sowie Drahota und Gutmann, 1963). Es handelt sich hierbei um Versuche an Säugern, bei denen man die Nerven, welche Muskeln mit unterschiedlicher Kontraktionsgeschwindigkeit und Stoffwechselleistung versorgen, durchgetrennt und kreuzweise reimplantiert hatte. Solche gezielte Nerven austauschexperimente stehen für die Insekten leider noch aus. Ferner wäre in diesem Zusammenhang prüfenswert, ob, ähnlich wie bei der Beinregeneration der Amphibien, auch bei den Insekten die Anzahl oder der Gesamtquerschnitt der zum Muskel führenden Axone von besonderer Wichtigkeit ist (vgl. Singer, 1954, 1968).

3) Weitere Hinweise auf die stoffwechselkontrollierende Nervenwirkung

Eine Einsicht in jenen ständig wirksamen Mechanismus des Nervensystems, der Bau und Stoffwechsel der innervierten Organe kontrolliert, ist bis jetzt nicht gelungen. Guth (1968) und Gutmann (1969) haben die vielseitigen Versuche, diesem Problem auf den Grund zu kommen, in je einer Uebersicht zusammengefasst und eingehend erläutert.

Der alte, missverständliche Ausdruck "trophische Nervenwirkung" hat sich bis heute halten können, obwohl nichts auf eine ernährende Funktion der Nervenzelle hindeutet. Aus diesem Grund sei der neutralere Begriff "stoffwechselkontrollierende Nervenwirkung" vorgeschlagen.

Diese Wirkung zeigt sich einmal in der Erhaltung des Neurons selbst (Gutmann, 1969) bzw. in der Wiederherstellung verletzter oder verlorener peripherer Fortsätze, dann in der Entwicklung und Erhaltung anderer Organe, die mit den Nerven in synaptischer Verbindung stehen – erwiesen bei der willkürlichen Muskulatur und bei einigen Sinnesorganen der Wirbeltiere (Brockelbank, 1925; May, 1925; Speidel, 1948), wie auch bei Muskelspindeln (Zelená, 1962).

Basler (1969) hat die Möglichkeit erwogen, dass bei den Insekten u. a. die Transmitter-Substanz selbst den stoffwechselkontrollierenden Nerveneinfluss ausübe. Nun ist aber bei den Wirbeltieren der Transmitter, das Acetylcholin, ohne Einfluss auf die Erhaltung des Muskels. Dies folgt daraus, dass die Blockierung des ACh keine der nach Denervation bekannten Veränderungen hervorruft (Näheres bei Gutmann, 1969). Dieser Befund ist jedoch allein für die Wirbeltiere von Belang, da bei den Insekten das L-Glutamat die Rolle des Ueberträgerstoffes übernommen zu haben scheint (Usherwood u. Machili, 1966, 1968; Usherwood, Machili u. Leaf, 1968; Faeder u. O'Brien, 1970). Die Ergebnisse von Usherwood, Cochrane und Rees (1968) schliessen denn einen ursächlichen, wenngleich indirekten Zusammenhang zwischen der Glutamatfreisetzung und der Muskelerhaltung auch nicht aus. So konnten die Autoren nachweisen, dass der Beginn der Muskelatrophie zeitlich mit dem Aussetzen der sog. spontanen MEPP (miniature excitatory postsynaptic potentials) zusammenfällt. Diese Potentiale, die wie die MEPP (miniature endplate potentials) bei den Vertebraten durch die fortwährende Freisetzung kleiner Mengen von Transmitter-Substanz entstehen, bleiben noch eine gewisse Zeit nach der Nervendurchtrennung aufrechterhalten (siehe auch Usherwood, 1963).

Die Möglichkeit einer rein elektrophysiologischen Natur der muskelerhaltenen Nervenwirkung scheint auf Grund der bisherigen Untersuchungen bei Wirbeltieren weitgehend ausser Betracht zu fallen. Während eine Reihe von Autoren die Anwendung elektrischer Reize zwar noch für die wirksamste Methode halten, um das Auftreten einer Muskelatrophie nach Denervation zu verzögern, sprechen ihr andere Autoren jede Wirksamkeit ab (so auch Dech, 1970, weitere Literatur siehe dort).

Schliesslich sei noch darauf hingewiesen, dass die Wachstumshemmung auch als Folge der nach Denervation veränderten funktionellen Aktivität des Muskels gewertet werden könnte. Bislang fehlten Beobachtungen an Insekten über Verän-

derungen beim Muskel infolge 'Nichtgebrauchs' offenbar ganz. Nur Kutsch und Huber (1969) stellten an adulten Exemplaren von *Gryllus campestris* L. beiläufig fest, dass Zirpmuskeln, die nahe ihrer coxalen Ansatzstelle durchgetrennt worden waren, auch Wochen nach dem Eingriff keine Degenerationserscheinungen aufwiesen. Dagegen sind eigenen Beobachtungen zufolge von ihren Ansatzstellen abgetrennte (tenotomierte) Muskeln von *Gryllus bimaculatus*, ähnlich wie nach Denervation, im Wachstum schwer gehemmt. Auch das histologische Querschnittsbild erinnert, wenigstens im Lichtmikroskop, an denervierte Muskeln.

F. ZUSAMMENFASSUNG

Bei *Gryllus bimaculatus* de Geer wurde die Entwicklung normaler und denervierter Thoraxmuskeln verschiedener Funktion im Lichtmikroskop vor allem histometrisch-quantitativ untersucht.

Durch die Nervenunterbrechung ist das Muskelwachstum stark behindert, aber nicht gestoppt; die histologische Struktur der Muskelfasern verändert sich dabei degenerativ.

Der schädigende Einfluss der Denervation beschränkt sich auf die direkt betroffenen Muskeln des entfernten Nerves.

Die denervationsbedingte Wachstumshemmung der verschiedenartigen Muskeln verhält sich in der Regel proportional zur unterschiedlichen Wachstumsleistung der entsprechenden normalen Muskeln.

Aus dem stark unter der Norm liegenden Volumenanteil der Muskelfaser pro Kern geht hervor, dass um die Kerne nicht die normale Plasma- und Fibrillenmenge aufgebaut wird.

G. LITERATUR

- Abercrombie, M. 1946. Estimation of nuclear population from microtome sections. *Anat. Rec.* 94: 239 - 247.
- Basler, W. 1969. Untersuchung der Nervenwirkung bei *Antheraea pernyi* Guer. (Lep.) unter besonderer Berücksichtigung der dorso-longitudinalen Flugmuskeln. *Rev. Suisse Zool.* 76: 297 - 362.
- Bentley, D. R. 1970. A topological map of the locust flight system motor neurons. *J. Insect Physiol.* 16: 905 - 918.
- Boccacci, M. and S. Bettini. 1956. Co-enzyme A content in the american cockroach (*Periplaneta americana* L.) and the housefly (*Musca domestica*). *Experientia* 12: 432 - 433.
- Bodenstein, D. 1957. Studies on nerve regeneration in *Periplaneta americana*. *J. exp. Zool.* 136: 89 - 115.
- Bowden, R. E. M. 1954. Changes during denervation. In: H. J. Seddon (ed.). *Peripheral nerve injuries. Medical research council special report series No. 282.* Her Majesty's Stationery Office, London, p. 299 - 307.

- Brockelbank, M. C. 1925. Degeneration and regeneration of the lateral-line organs in *Ameiurus nebulosus* (Les.). J. exp. Zool. 42: 293 - 305.
- Buller, A. J., J. C. Eccles, and R. M. Eccles. 1960. Interactions between motoneurons and muscles in respect of the characteristic speeds of their responses. J. Physiol. (London) 150: 417 - 439.
- Campbell, J. I. 1961. The anatomy of the nervous system of the mesothorax of *Locusta migratoria migratorioides* R. & F. Proc. zool. Soc. London 137: 403 - 432.
- Cohen, M. J. and J. W. Jacklet. 1967. The functional organization of motor neurons in an insect ganglion. Phil. Trans. R. Soc. (B) 252: 561 - 572.
- Dech, E. 1970. Histologische und planimetrische Untersuchung denervierter Muskeln nach Elektrotherapie. Diss. Zürich, 23 S.
- Drahota, Z. and E. Gutmann. 1963. Long-term regulatory influences of the nervous system on some metabolic differences in muscles of different function. In: E. Gutmann and P. Hník (ed.). The effect of use and disuse on neuromuscular functions. Elsevier Publishing Co. Amsterdam/London/New York, p. 143 - 148.
- Edwards, G. A. and H. Ruska. 1955. The function and metabolism of certain insect muscles in relation to their structure. Quart. J. Microscop. Sci. 96: 151 - 159.
- Edwards, J. S. and J. Palka. Neural specificity as a game of cricket: some rules for sensory regeneration in *Acheta domesticus* (in press).
- Faeder, I. R. and R. D. O'Brien. 1970. Response of perfused isolated leg preparations of the cockroach, *Gromphadorhina portentosa*, to L-glutamate, GABA, Picrotoxin, Strychnine and Chlorpromazine. J. exp. Zool. 173: 203 - 214.
- Fuzeau-Braesch, S. 1960. Etude biologique et biochimique de la pigmentation d'un insecte, *Gryllus bimaculatus* de Geer (Gryllidae, Orthoptère). Bull. Biol. 94: 525 - 627.
- Girardie, A. 1967. Contrôle neuro-hormonal de la métamorphose et de la pigmentation chez *Locusta migratoria cinerascens*. Bull. Biol. Fr. Belg. 101: 79 - 114.
- Guth, L. 1968. "Trophic" influences of nerve on muscle. Physiol. Rev. 48: 645 - 687.
- Gutmann, E. and J. Zelená. 1962. Morphological changes in the denervated muscle. In: E. Gutmann (ed.). The denervated muscle. Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences, Prague, p. 57 - 102.
- Gutmann, E. 1969. The trophic function of the nerve cell. Scientia 104: 122 - 141.
- Helander, E. 1961. Influence of exercise and restricted activity on the protein composition of skeletal muscle. Biochem. J. 78: 478 - 482.
- Hennig, A. 1967. Fehlerbetrachtungen zur Volumenbestimmung aus der Integration ebener Schnitte. In: E. R. Weibel and H. Elias (ed.). Quantitative methods in morphology. Springer, Berlin, p. 99 - 129.

- Jacklet, J. W. and M. J. Cohen. 1967. Nerve regeneration: Correlation of electrical, histological, and behavioral events. *Science* 156: 1640 - 1643.
- Jahromi, S. S. and H. L. Atwood. 1969. Structural features of muscle fibres in the cockroach leg. *J. Insect Physiol.* 15: 2255 - 2262.
- von Kéler, S. 1963. *Entomologisches Wörterbuch*. Akademie-Verlag, Berlin.
- Kopeč, S. 1923. The influence of the nervous system on the development and regeneration of muscles and integument in insects. *J. exp. Zool.* 37: 14 - 25.
- Kutsch, W. und F. Huber. 1970. Zentrale versus periphere Kontrolle des Gesanges von Grillen (*Gryllus campestris*). *Z. vergl. Physiol.* 67: 140 - 159.
- May, R. M. 1925. The relation of nerves to degenerating and regenerating taste buds. *J. exp. Zool.* 42: 371 - 410.
- Nüesch, H. 1952. Ueber den Einfluss der Nerven auf die Muskelentwicklung bei *Telea polyphemus* (Lep.). *Rev. Suisse Zool.* 59: 294 - 301.
- 1957. Ueber die Bedeutung des Nervensystems für die Entwicklung anderer Organe. *Verh. Naturforsch. Ges. Basel* 68: 194 - 216.
- 1968. The role of the nervous system in insect morphogenesis and regeneration. *Ann. Rev. Entomol.* 13: 27 - 44.
- und T. Teutsch. 1968. Die Entwicklung der Thoraxmuskeln von *Periplaneta* nach Durchtrennen einzelner Nerven. Vorläufige Mitteilung. *Rev. Suisse Zool.* 75: 643 - 650.
- und G. Bienz-Isler. 1972. Die Entwicklung denervierter Imaginalmuskeln bei *Antheraea polyphemus* (Lep.) und die Frage der entwicklungsfördernden Nervenwirkung. *Zool. Jb. Anat.* 89: 333 - 350.
- Pantin, C. F. A. 1948. *Microscopical Technique*.
- Rees, D. and P. N. R. Usherwood. 1972. Effects of denervation on the ultra-structure of insect muscle. *J. Cell Sci.* 10: 667 - 682.
- Singer, M. 1954. Induction of regeneration of the forelimb of the postmetamorphic frog by augmentation of the nerve supply. *J. exp. Zool.* 126: 419 - 471.
- 1968. Some quantitative aspects concerning the trophic role of the nerve cell. In: M. D. Mesarović. *Systems theory and biology*. Springer-Verlag, New York, p. 233 - 245.
- Sitte, H. 1967. Morphometrische Untersuchungen an Zellen. In: E. R. Weibel and H. Elias (ed.). *Quantitative methods in morphology*. Springer, Berlin, p. 167 - 198.
- Speidel, C. C. 1948. Correlated studies of sense organs and nerves of the lateral-line in living frog tadpoles. II. The trophic influence of specific nerve supply as revealed by prolonged observation of denervated and reinnervated organs. *Amer. J. Anat.* 82: 277 - 320.

- Teutsch-Felber, D. 1970. Experimentelle und histologische Untersuchungen an der Thoraxmuskulatur von *Periplaneta americana* L. *Rev. Suisse Zool.* 77: 481-523.
- Tower, S. S. 1939. The reaction of muscle to denervation. *Physiol. Rev.* 19: 1-48.
- Usherwood, P. N. R. 1963. Response of insect muscle to denervation. II. Changes in neuromuscular transmission. *J. Insect Physiol.* 9: 811-825.
- 1967. Insect neuromuscular mechanisms. *Am. Zoologist* 7: 553-582.
- and P. Machili. 1966. Chemical transmission at the insect excitatory neuromuscular synapse. *Nature* 210: 634-636.
- 1968. Pharmacological properties of excitatory neuromuscular synapses in the locust. *J. exp. Biol.* 49: 341-361.
- , P. Machili, and G. Leaf. 1968. L-glutamate at insect excitatory nerve-muscle synapses. *Nature* 219: 1169-1172.
- , D. G. Cochrane, and D. Rees. 1968. Changes in structural, physiological properties of insect excitatory nerve-muscle synapses after motor nerve section. *Nature* 218: 589-591.
- Voss, F. 1904/05. Ueber den Thorax von *Gryllus domesticus*, mit besonderer Berücksichtigung des Flügelgelenkes und dessen Bewegung. (Ein Beitrag zur Vergleichung der Anatomie und des Mechanismus des Insektenleibes, insbesondere des Flügels.) *Z. wiss. Zool.* 78: 268-354, 355-521, 645-696, 697-759.
- Wharton, D. R. A., J. E. Lola, and M. L. Wharton. 1968. Growth factors and population density in the american cockroach, *Periplaneta americana*. *J. Insect Physiol.* 14: 637-653.
- Wigglesworth, V. B. 1956. Formation and involution of striated muscle fibres during the growth and moulting cycles of *Rhodnius prolixus* (Hemiptera). *Quart. J. Microscop. Sci.* 97: 465-480.
- Williams, C. M. and H. A. Schneiderman. 1952. The necessity of motor innervation for development of insect muscles. *Anat. rec.* 113: 560-561.
- Young, D. 1969. The motor neurons of the mesothoracic ganglion of *Periplaneta americana* L. *J. Insect Physiol.* 15: 1175-1179.
- Zelená, J. 1962. The effect of denervation on muscle development. In: E. Gutmann. (ed.). *The denervated muscle*. Publishing House of the Czechoslovak Academy of Sciences, Prague, p. 103-126.

Curriculum vitae: Als Sohn des Dr. iur. Heinrich Thommen aus Basel und seiner Ehefrau Violette geb. Girard wurde ich, Georg Heinrich Thommen, am 20. Dezember 1943 in Bern geboren. - Nach der Primarschule besuchte ich während acht Jahren das Basler Realgymnasium. Hier bestand ich im Frühjahr 1963 die B-Maturität und immatrikulierte mich in der Folge an der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel. Nach Abschluss von drei Nebenfächern in Chemie, medizinischer Mikrobiologie und Botanik begann ich 1968 meine Dissertation unter der Leitung von Herrn Prof. Dr. H. Nüesch im Zoologischen Institut der Universität Basel. - Während meiner Studienzeit besuchte ich die Vorlesungen und Praktika folgender Herren Professoren und Privatdozenten: H. Erlenmeyer, S. Fallab, P. Fioroni, E. Flückiger, J. Gantner, M. Geiger-Huber, R. Geigy, C. Grob, P. Huber, L. Jenny, E. Lang, H. Löffler, H. Nüesch, A. Portmann, U. Rahm, H. Reinhardt, R. Schenkel, D. Senn, W. Stingelin, H. R. Striebel, Ch. Tamm, M. Thürkaut, H. Zoller.

